

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNG
ÜBER DIE INVERSIONSHÄUFIGKEIT
BEI DROSOPHILA SUBOBSCURA IN POPULATIONEN
DER SCHWEIZ UND SUDWESTEUROPAS

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

ELISABETH STUMM-ZOLLINGER

VON Horgen und Basel

BEGUTACHTET VON

HERRN PROF. DR. E. HADORN

ZÜRICH 1952

DRUCK DER UNIVERSITÄTSDRUCKEREI H. STÜRTZ AG., WÜRZBURG



Sonderdruck aus „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“
Band 85, Heft 3, Seite 382 – 407, 1953

(Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg)

Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNG ÜBER DIE
INVERSIONSHÄUFIGKEIT BEI *DROSOPHILA SUBOBSCURA*
IN POPULATIONEN DER SCHWEIZ UND SÜDWESTEUROPA*.

Von

ELISABETH STUMM-ZOLLINGER.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. November 1952.)

* Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung. Dem Kuratorium danke ich bestens für die gewährte Hilfe.

Inhalt.		Seite
I. Einleitung		382
II. Technik		383
III. Beschreibung der Fangplätze		385
IV. Beschreibung der Inversionen		388
V. Jahreszeitliche Veränderungen der Häufigkeit von Inversionen		394
VI. Die geographische Verbreitung der Inversionen		396
VII. Das Vorkommen chromosomaler Rassen		397
VIII. Der strukturelle Chromosomen-Polymorphismus der Populationen		400
IX. Diskussion		
a) Jahreszeitliche Schwankungen der Inversionsfrequenz		401
b) Die weite geographische Verbreitung der Inversionen bei <i>D. subobscura</i>		401
c) Das Vorkommen chromosomaler Rassen		403
d) Der chromosomale strukturelle Polymorphismus der Populationen		405
Zusammenfassung		406
Literatur		407

I. Einleitung.

Inversionen sind chromosomale Strukturmutationen, die in Populationen verschiedener *Drosophila*-Arten auftreten. Bei Arten mit kleinem Verbreitungsgebiet und bei Kulturgängern sind solche Inversionen in der Regel selten. Bei einigen Wildbiotoparten erreichen sie hingegen beträchtlich höhere Frequenzen. BRITO DA CUNHA, BURLA und DOBZHANSKY (1950) fanden bei *D. willistoni* 40 verschiedene Inversionen. Durch vergleichende Untersuchungen von Inversionsfrequenzen wurden bei *D. funebris* (DUBININ und TINIAKOV 1946), bei *D. pseudoobscura* (DOBZHANSKY 1943, BRITO DA CUNHA 1951), bei *D. willistoni* (BRITO DA CUNHA und Mitarbeiter 1950) und bei anderen Arten Wechselbeziehungen zwischen Milieu und Inversionshäufigkeit aufgedeckt. Es wurde gezeigt, daß Inversionen zum Teil adaptiven Wert besitzen.

Die vorliegende Arbeit hatte zur Aufgabe, ein Inventar der Inversionen von *D. subobscura* in der Schweiz aufzunehmen und die geographische Verbreitung der Inversionen zu bestimmen. In verschiedenen Populationen sollten auch die Inversionsfrequenzen ermittelt werden, um zu prüfen, ob Beziehungen zwischen Milieu und der Häufigkeit einzelner Inversionen bestehen. Zudem sollten die Untersuchungen Aufschluß geben über den chromosomalen Polymorphismus der verschiedenen Populationen.

Unter den paläarktischen *Drosophila*-Arten fällt *D. subobscura* durch großen Inversionsreichtum auf. Die meisten Larven von Wildeltern und aus Laboratoriumsstämmen zeigen Heterozygotie für mindestens eine Inversion (PHILIP, RENDEL, SPURWAY and HALDANE 1944). Deshalb eignet sich *D. subobscura* für eine inversionsstatistische Arbeit besonders gut. Zudem kann *D. subobscura* als diejenige *Drosophila*-Art gelten, die in Europa am weitesten verbreitet ist. Sie tritt noch in Höhen von 2000 m ü. M. auf und bewohnt in allen Gebieten Kultur- und Wildbiotope (BURLA 1950, HADORN, BURLA, GLOOR und ERNST 1952).

Im Laufe dieser Arbeit untersuchte ich 8 verschiedene Populationen aus 4 geographischen Regionen der Schweiz, aus den Alpen, den Voralpen, dem Mittelland und dem Jura. Das Tessin, das auf der Südabdachung der Alpen liegt, wurde nicht berücksichtigt, da es geographisch zum Untersuchungsbereich von Herrn Prof. Dr. A. BUZZATI-TRAVERSO und seinen Mitarbeitern gehört.

Im Sommer 1950 unternahm eine Arbeitsgruppe des Institutes unter Leitung von Herrn Prof. Dr. E. HADORN eine Studienreise nach Südwesteuropa. Auf dieser Reise wurde in Frankreich, Spanien und Portugal *D. subobscura* gefangen und mir zur Untersuchung zugeschickt. Die diesbezüglichen Ergebnisse werden in der vorliegenden Arbeit ebenfalls besprochen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. HADORN, möchte ich für die zahlreichen Ratschläge, sowie für das Interesse, mit dem er meine Arbeit stets verfolgte, herzlich danken. Auch Herrn Dr. H. BURLA danke ich für seine Hilfe, besonders für seine Einführung in die Systematik der *D. obscura*-Gruppe. Zahlreiche Ratschläge verdanke ich Herrn Prof. Dr. F. MAINX, Wien, wofür ich ihm an dieser Stelle ebenfalls bestens danken möchte. In einem späteren Zeitpunkt der Untersuchungen hatte ich Gelegenheit, den Stand der Arbeit mit Herrn Prof. Dr. A. BUZZATI-TRAVERSO, Pavia, zu besprechen.

II. Technik.

In meiner Arbeit war ich bestrebt, zur Beurteilung der Chromosomenstruktur einer Population 100 diploide Chromosomensätze kennenzulernen. Dazu mußten an jeder Station 100 *D. subobscura*-Weibchen gefangen werden. In mehr als der Hälfte der Fälle wurde jedoch diese Zahl infolge des schlechten Fang- oder Zuchterfolges nicht erreicht.

Als Fanggeräte dienten zwei bis fünf 5 Liter-Kessel, nachdem kleinere Köderfläschchen sich als weniger wirksam erwiesen hatten (BURLA 1950). Der Köder bestand aus etwa 1 kg geriebenen Äpfeln, 20 g Bäckerhefe, 20 g Zucker und 3 dl Bier oder Most. Nach HADORN und Mitarbeiter (1952) spricht *D. subobscura* sehr gut auf Apfelköder an. Die Ködermasse wurde einige Stunden bis 1 Tag lang der Gärung überlassen und darauf in den Kesseln an den Fangplatz gebracht.

Die Untersuchungen von BURLA hatten gezeigt, daß in den verschiedenen Biotopen die *Drosophila*-Arten verschieden häufig sind. In freistehenden Gehölzen dominiert *D. subobscura*. Da es oft schwierig war, durch die hochstehenden Mähwiesen zu den freistehenden Gehölzen zu gelangen, wurde im allgemeinen am Waldrand gefangen. Im Waldrandbiotop streiten sich *D. obscuroides* und *D. subobscura* um die Vorherrschaft. Die Flugaktivität scheint im Herbst während des ganzen Tages gleichmäßig zu sein, im Sommer dagegen finden sich morgens

und abends mehr Fliegen in den Fangkesseln ein als tagsüber. Zu dieser Erscheinung liegen in der Arbeit von HADORN und Mitarbeiter (1942) genaue Daten vor. Danach zeigt *D. subobscura* eine ausgesprochene Tagesperidiozität mit einem Morgenmaximum von 8—9 Uhr und einem Abendmaximum von 18—19 Uhr. Während der Mittagszeit sinken die Fangzahlen stark ab. Ich machte die Erfahrung, daß in den Morgenfängen und in den späten Abendfängen die Männchen in der Überzahl sind, daß dagegen in den frühen Abendfängen die Weibchen überwiegen. Diese tageszeitlichen Veränderungen des Geschlechtsverhältnisses haben ebenfalls HADORN und Mitarbeiter untersucht. Sie fanden, daß bei *D. subobscura* das Geschlechtsverhältnis sich mit zunehmender Helligkeit und steigender Temperatur zugunsten der Weibchen verschiebt.

Die Bestimmung der gefangenen Tiere erfolgte nach dem Bestimmungsschlüssel von BURLA (1950). Die Unterscheidung von *D. ambigua* und *D. subobscura* nach der Beborstung des Flügelrandes erwies sich als sehr gut. Fehlbestimmungen kamen praktisch keine vor. Zudem wurden die Speicheldrüsenchromosomen von *D. ambigua* und *D. obscuroides* mit denjenigen von *D. subobscura* verglichen; es zeigten sich klar feststellbare Unterschiede. Das Chromozentrum, das bei *D. subobscura* fehlt (EMMENS 1937), bei *D. obscuroides* und *D. ambigua* aber in jedem Kern deutlich sichtbar ist, erwies sich als leichtestes Unterscheidungsmerkmal.

Sofort nach dem Fang wurden die Tiere bestimmt und so bald wie möglich die *D. subobscura*-Weibchen in Einzelzuchten angesetzt. Die eingefangenen Wildweibchen sind meistens schon befruchtet. Wenn sie unbefruchtet sind, können sie mit einem Männchen des gleichen Fanges ausgekreuzt werden. Diese Kreuzungen im Laboratorium hatten wenig Erfolg, so daß im Laufe der Versuche diese Methode fallen gelassen wurde. Als Zuchtgläser dienten Glastuben (8 cm lang, 3 cm Durchmesser); als Futterboden wurde Mais-Agar-Standardfutter verwendet unter Zusatz von geriebenen Äpfeln. Dieser Apfelzusatz ist für die Entwicklung der Larven nicht notwendig, scheint aber die Eiablage zu stimulieren. Ebenfalls günstig für die Eiablage ist eine anfängliche Zuchttemperatur von 24° C. Am 4. Tag nach dem Ansetzen wurden die Zuchten in 18° C gebracht und zugleich eine neue Bäckerhefeaufschwemmung zugegeben. Auf diese Weise erhielt ich große Larven mit günstigen Speicheldrüsenchromosomen.

Eine Woche nach dem Ansetzen sind die ersten Larven verpuppungsreif. Sie wurden in physiologischer NaCl-Lösung seziiert und ihre Speicheldrüsen in 1 Tropfen Orcein-Essigsäurelösung gebracht (4% Orcein, 60% Essigsäure). Unter dem Binokular wurde kontrolliert, wie lange die Speicheldrüsen gefärbt werden mußten. Wenn die Kerne sich deutlich dunkel von der übrigen Zelle abhoben, wurde ein Deckglas darauf gegeben und mit einer Nadel unter dem Binokular gequetscht, bis sich die Chromosomen mehr oder weniger ausbreiteten. Mit Fließpapier wurde die überflüssige Farbe abgesogen und das Präparat mit einem Paraffin-Lanolingemisch umrandet. Dauerpräparate wurden keine gemacht. Die Präparate wurden bei 1000facher Vergrößerung durchgesehen. Alle in einem Kern gefundenen heterozygoten Inversionen wurden protokolliert. Neue Inversionen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates (Okular 18, Objektiv 100 Apertur 1,3) gezeichnet und benannt. Die Speicheldrüsenchromosomen je einer Larve pro Zucht wurden auf diese Weise untersucht. Dadurch lernt man die Struk-

tur von 2 haploiden Chromosomensätzen der Wildpopulation kennen, einem väterlichen und einem mütterlichen.

III. Beschreibung der Fangplätze.

Die Biologie von *D. subobscura* ist noch sehr wenig bekannt. BUZZATTI-TRAVERSO (DIS 1948) fand Larven von *D. subobscura* in Früchten von *Cornus spec.* Doch darf nicht angenommen werden, daß *Cornus* das einzige Entwicklungssubstrat der Larven dieser Art ist.

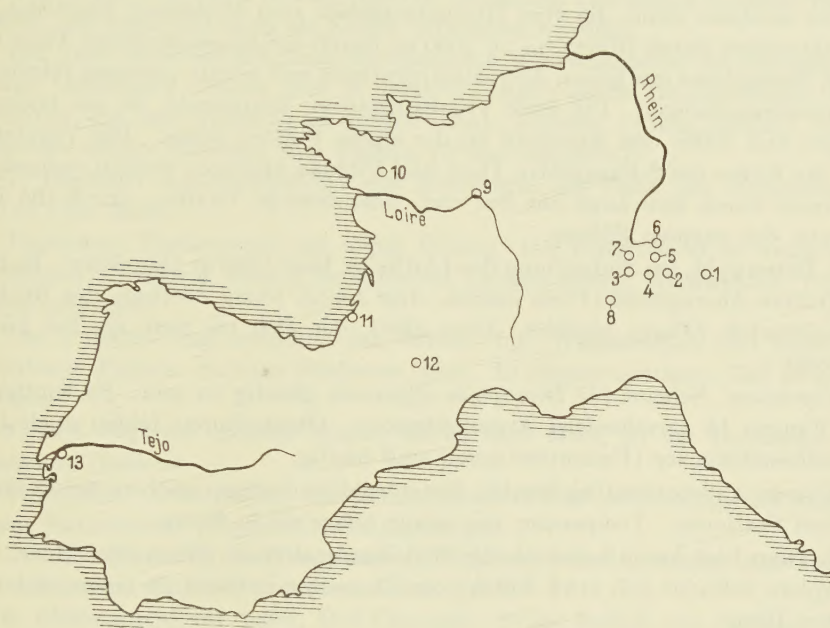


Abb. 1. Karte von Westeuropa mit den 13 Fangplätzen. Die Zahlen entsprechen der Numerierung der Fangplätze in Tabelle 1.

Bei diesem Stand der Kenntnisse ist es kaum möglich, die ökologischen Verhältnisse eines Biotops zu bewerten. Die Wahl der Fangplätze erfolgte deshalb nach ganz allgemeinen Gesichtspunkten, doch in der Erwartung, daß sie der Art verschiedene Bedingungen bieten im Futterangebot für die Larven und Adultfliegen, in der Konkurrenz durch andere Arten, in den Klimabedingungen usw. Es wurden 1 alpine (Fetan) und 3 voralpine Populationen (Braunwald, Thun und Vitznau) untersucht. Zwei der 8 untersuchten schweizerischen Populationen stammen aus dem Mittelland (Küsnacht und Eglisau), 1 aus dem Jura (Oberdorf) und 1 aus dem Rhonetal (Bex). Außerdem liegen die Daten von 4 französischen Populationen (Châteauneuf, Tellay, Biaz und Garonne) und von 1 portugiesischen Population (Lissabon) vor. Die Fangplätze sind in Abb. 1 eingetragen und werden nachfolgend kurz charakterisiert.

1. Fetan. Der einzige Fangplatz im *Alpengebiet*, Fetan, liegt 1700 m über Meer, am Nordhang des Unterengadins. Er liegt als einziger im Lärchen-Arvengürtel (*Larix europaea*, *Pinus cembra*), nahe der Waldgrenze und somit nahe der ökologischen Grenze des Verbreitungsgebietes der meisten *Drosophila*-Arten

(BURLA 1950). Die *D.*-Population von Fetan ist durch die Nordengadiner-Alpen von den übrigen schweizerischen Populationen getrennt.

Vegetation. Lärchenwald (*Larix europaea*) und offene Alpenwiesen. Obstkulturen fehlen ganz. Der Waldrand ist wenig bewachsen, häufig sind Sträucher von *Berberis vulgaris*.

Klima. Typisch alpin mit niedrigen Temperaturen und kurzer Vegetationsperiode. Sehr kleine Niederschlagsmenge (Tabelle 1, S. 388). Fetan ist die niederschlagsärmste der untersuchten schweizerischen Stationen.

Die *voralpine* Zone, die vom Hochalpengebiet zum Mittelland überleitet, ist charakterisiert durch Höhen bis zu 2000 m, durch tief eingeschnittene Täler und durch Seengebiete mit hohen Jahrestemperaturen und relativ geringen jährlichen Wärmeschwankungen. Die erste Voralpenstation, Braunwald, ist am höchsten gelegen und sollte den Anschluß an die alpine Station geben. Die Vegetation und das Klima der 2 Fangplätze Thun und Vitznau hingegen werden weitgehend bestimmt durch ihre Lage am See und, besonders in Vitznau, durch die Einwirkung des warmen Föhnnes.

2. Braunwald, am Südosthang des Linthales, liegt 1300 m über Meer. Es liegt im Fichten-Ahornrgürtel (*Picea excelsa*, *Acer* spec.), wenig oberhalb des Buchen-Tannengürtels (*Fagus silvatica*, *Abies alba*), der sich bis weit ins Tal hinauf erstreckt.

Vegetation. Scheint für *Drosophila* allgemein günstig zu sein. Es wurden in den Fängen 14 verschiedene Arten gefunden. Obstkulturen fehlen auch hier. Heidelbeersträucher (*Vaccinium* spec.) sind häufig.

Klima. Außerordentlich feucht. Braunwald ist die regenreichste der 13 untersuchten Stationen. Temperatur nur wenig höher als in Fetan.

3. Thun liegt kaum höher als die Mittellandstationen, 560 m über Meer. Der Fangplatz befindet sich etwa 300 m vom Thunersee entfernt an einem südexpontierten Hang.

Vegetation. Eichen-Linden-Ahorn-Laubmischwald (*Quercus* spec., *Tilia cordata*, *Acer* spec.). In der Nähe Obstwiesen.

Klima. Die Vegetationsperiode dauert 1 Monat länger als in Braunwald und 2 Monate länger als in Fetan. Die Temperaturen entsprechen denjenigen der Stationen im Mittelland, im Jura, in Mittel- und Westfrankreich.

4. Vitznau, 400 m über Meer, am Vierwaldstättersee.

Vegetation. Buchenwald (*Fagus silvatica*), Obstwiesen, Brombeer (*Rubus* spec.), Hornstrauch (*Cornus sanguinea*).

Klima. Außerordentlich ausgeglichen mild und feucht.

Das *Mittelland*, das Hügel- und Flachland zwischen Alpenkette und Jura, ist zum größten Teil kultiviert und dicht besiedelt. Die eine Mittellandstation, Küsnacht, liegt am Zürichsee, die andere, Eglisau, liegt am Rhein. Beide befinden sich im gleichen Vegetationsgebiet, im Buchen-Tannengürtel (*Fagus silvatica*, *Abies alba*).

5. Küsnacht liegt am Nordostufer des Zürichsee, 430 m über Meer.

Vegetation. Buchenwald mit Laubmischwaldfragmenten. Magerer und ausgesauerter Waldboden. Der Waldrand, an dem gefangen wurde, ist südexpontiert und stark bewachsen. Brombeer (*Rubus* spec.), Himbeer (*Rubus idaeus*),

Hornstrauch (*Cornus sanguinea*) sowie Holunder (*Sambucus nigra*) sind vorhanden. Obstbäume befinden sich in der Nähe.

6. Eglisau liegt am linken Ufer des Rheins, 390 m über Meer.

Vegetation. Die außerordentlich feuchte Uferböschung ist mit Roßkastanien (*Aesculus hippocastanum*) bewachsen. Infolge des Lichtmangels fehlt der Unterwuchs fast ganz. Um beim Herbstfang genügend *D. subobscura* zu erhalten, mußte der Fangplatz an einen Laubmischwaldrand, 300 m rheinabwärts, verlegt werden. Dem Waldrand entlang lagen in Abständen von etwa 2 m kleine Tresterhaufen, die zum Teil auch als Köder verwendet wurden.

Der *Jura* erstreckt sich längs der gesamten Nordwestgrenze der Schweiz. Auf seinen Osthängen dehnen sich in höheren Lagen große Buchenwälder (*Fagus sylvatica*) aus mit Weißtannen (*Abies alba*), Fichten (*Picea excelsa*), Eichen (*Quercus species diversae*) und Föhren (*Pinus silvestris*).

7. Oberdorf liegt nordöstlich von Solothurn, am Fuße des Buchenwaldes, 660 m über Meer.

Vegetation. Buchenwald mit wenig Eichen. Der Unterwuchs ist wenig dicht. Erdbeeren (*Fragaria vesca*), Brombeeren (*Rubus spec.*), Hornstrauch (*Cornus sanguinea*) usw.

Das *Rhonetal* liegt zwischen den Berner- und Walliser Alpen und bildet eine fruchtbare Talsole, die zum Genfersee führt. In seinem mittleren Teil ist es sehr trocken.

8. Bex liegt im unteren Wallis, 650 m über Meer, in der Randzone des trockenen Gebietes.

Vegetation. Dem milden Klima entsprechend sehr reichhaltig. Es wurde in einem Buchenwald (*Fagus sylvatica*) gefangen.

Die Beschreibung der Fangplätze in *Frankreich* und *Portugal* entnehme ich der Arbeit von HADORN und Mitarbeiter (1952).

9. Châteauneuf sur Loire, Hof Chenaille, 20 km östlich von Orléans, 100 m über Meer.

Vegetation. Mischwald mit Lichtung. Eichen (*Quercus*), Kastanien (*Castanea*), Föhre (*Pinus*), Birke (*Betula*), Pappel (*Populus*), Weide (*Salix*), Hagebutte (*Rosa*), Hasel (*Corylus*), Holunder (*Sambucus*) und Brombeere (*Rubus*).

10. Tellay. Wald von Tellay, Bretagne, 35 km südlich Rennes, 100 m über Meer.

Vegetation. Laubmischwald mit einigen Föhren (*Pinus*) und Tannen (*Abies*) und reicher Heckenvegetation.

11. Biaz, Landes, 6 km südlich Mimizan, 5 km hinter der Küste. Die Landes gehören zu den uniformsten Vegetationsgebieten Europas. Ein Streifen von annähernd 250 km Länge und 50 km Breite trägt einen einheitlichen Bestand von *Pinus maritima*.

Vegetation. *Pinus maritima* mit Unterwuchs von *Ericaceae* und Ginster (*Genista*). Lichtung: einige Eichen (*Quercus*), Platanen (*Platanus*) und Brombeerhecken (*Rubus*). *D. subobscura* erscheint als einzige Art, die fähig ist, unter den gegebenen Bedingungen größere Populationen zu bilden.

12. Garonne. An der Garonne, 30 km südlich Toulouse, 150 m über Meer.

Vegetation. Flußufer mit Auenwaldvegetation von Pappeln und Erlen (*Populus* und *Alnus*). Steilufer von dichtem Laubmischwald besetzt, angrenzend Äcker.

13. Lissabon. Korkeichenwald am linken Tejoufer, 11 km nordöstlich Lissabon.

Vegetation. Reiner Korkeichenbestand (*Quercus suber*); steppenartiger Sandboden mit verdorrten Gräsern und Disteln (*Carduus*). In etwa 800 m Entfernung einige Steineichen (*Quercus ilex*). Der extrem uniforme und trockene Standort lieferte neben den häufigen *D. subobscura* noch recht viele *D. ambigua*.

IV. Beschreibung der Inversionen.

D. subobscura hat 6 akrozentrische Chromosomenpaare: 1 stabförmiges Geschlechtschromosomenpaar, 4 stabförmige Autosomenpaare und 1 punktförmiges Autosomenpaar. Im Speicheldrüsenkern fehlt im Gegensatz zu den übrigen bisher

Tabelle 1. Übersicht über die klimatischen Verhältnisse der Fangplätze.

Die Vegetationsperiode wird definiert als Zeitspanne, während der die mittlere Tages-temperatur mehr als 5° C beträgt (GENSLER 1946).

	Fangplatz	Höhe in m über Meer	Jährliche Nieder- schläge mm	Mittlere Temperaturen ° C			Vegetations- periode Tage
				Januar	Juli	jährlich	
1.	Fetan	1750	707	—5,5	14,7	4,9	172
2.	Braunwald	1280	1870	—2,8	14	5,9	191
3.	Thun	560	92	—2,2	18	8,1	223
4.	Vitznau	430	1647	—0,1	17,9	8,9	235
5.	Küsnacht	400	1138	—1,4	18	8,5	228
6.	Eglisau	400	970	—1,1	18	8,2	228
7.	Oberdorf	650	1270	—0,8	17,9	8,5	228
8.	Bex	400	1115	—0,8	18,5	8,9	241
9.	Châteauneuf	100	500—750	0—6	18—20	—	—
10.	Tellay	100	750	0—6	18—20	—	—
11.	Biaz	000	800—1000	6—10	18—20	—	—
12.	Garonne	150	600—800	0—6	22—30	—	—
13.	Lissabon	—	500—600	10	22—30	—	—

untersuchten *D.*-Arten das Chromozentrum (EMMENS 1937); doch zeigen die Chromosomen eine gewisse Tendenz zur Adhäsion in der Region der proximalen Enden. Die Speicheldrüsenkerne männlicher und weiblicher Larven unterscheiden sich durch die Färbbarkeit und Dicke des Geschlechtschromosoms, indem dieses in der männlichen Larve deutlich dünner und weniger stark gefärbt ist als in der weiblichen Larve einerseits und als die übrigen Chromosomenpaare andererseits.

Eine erste Chromosomenkarte von *D. subobscura* wurde von FRIZZI (1950) publiziert. Sie wurde auf Grund eines Inzuchtstammes gezeichnet, dessen Chromosomenstruktur weitgehend homozygot war. Diese Karte leistete mir wertvolle Hilfe beim Kennenlernen der Chromosomen und ihrer einzelnen Abschnitte. Da dieser Stamm einging, wurde ein neuer Standardstamm gewählt (ZOLLINGER 1950) und danach eine neue und verbesserte Chromosomenkarte gezeichnet (MAINX 1953). Die Lokalisation der Inversionen bezieht sich auf diese neue Karte. Die Chromosomen sind in 100 Zonen unterteilt, die fortlaufend numeriert wurden. Das X-Chromosom umfaßt die Zonen 1—16, das 2. Chromosom die Zonen 17—36, das 3. Chromosom die Zonen 37—53, das 4. Chromosom die Zonen 54—74, das 5. Chromosom die Zonen 75—99. Das punktförmige Chromosom bildet die Zone 100.

Mit der von mir angewandten und auf S. 383 und 384 beschriebenen Technik werden chromosomale Strukturmutationen nur registriert, wenn sie heterozygot auftreten. Wenn nun in Populationen solche Strukturmutationen nur homozygot auftreten, werden sie uns verborgen bleiben. Um sie aufzudecken, kreuzte ich ein Weibchen jeder Population mit einem Männchen des Standardstammes. Eine von der Standardanordnung verschiedene Genanordnung wird in der F_1 heterozygot und ist im Speicheldrüsenchromosomenbild sichtbar. Das Ergebnis war negativ. Es traten keine Chromosomenmutationen auf, die nicht schon bei der Untersuchung der Wildpopulationen heterozygot aufgetreten und deshalb bekannt waren.

Die Variationen in der Genanordnung der untersuchten Wildpopulationen bestehen alle in der *Inversion* von Chromosomenstücken. Ich fand im ganzen 23 Inversionen, nämlich im X-Chromosom 2 Inversionen, im 2. Chromosom 1 Inversion, im 3. Chromosom 4 Inversionen, im 4. Chromosom 5 Inversionen und im 5. Chromosom 11 Inversionen. Das 6. punktförmige Chromosom kann vernachlässigt werden.

Die Zahl der bei *D. subobscura* gefundenen Inversionen ist hoch, verglichen mit *D. persimilis* (DOBZHANSKY 1944) und *D. robusta* (CARSON und STALKER 1947), wenn auch viel tiefer als bei *D. willistoni*, wo 40 Inversionen bekannt sind (BRITO DA CUNHA und Mitarbeiter (1950).

Da in Pavia unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. BUZZATI-TRAVERSO und in Wien unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. F. MAINX ebenfalls Populationen von *D. subobscura* auf chromosomale Variationen untersucht werden, war es nötig, die Inversionen zur eindeutigen Charakterisierung zu benennen, um so eine bessere Verständigung unter den 3 Arbeitsgruppen zu ermöglichen. Zusammen mit Herrn Prof. Dr. A. BUZZATI-TRAVERSO wurden die Inversionen mit Eigennamen benannt, wobei die Namen aller Inversionen, die auf demselben Chromosom liegen, mit dem gleichen Vokal beginnen müssen. Die Chromosomen wurden ebenfalls mit dem entsprechenden Vokal gekennzeichnet. Herr Prof. Dr. F. MAINX zog es vor, die Inversionen zu numerieren. Die entsprechenden Nummern sind in meiner Arbeit in Klammern hinter den Inversionsnamen angegeben.

Inversionen des X-Chromosoms.

Attila (A_1). Kleine proximale Inversion von Zone 2B bis Zone 7D. Sie enthält eine kleine heterochromatische Anschwellung, die in den Präparaten ziemlich konstant in Erscheinung tritt (Abb. 2a).

Aldo (A_2). Submediale Inversion. Unabhängig von Inversion *Attila*. Beginnt in Zone 8D und endet in Zone 12C (Abb. 2b).

Beide Inversionen sind häufig und wurden in allen untersuchten Populationen gefunden.

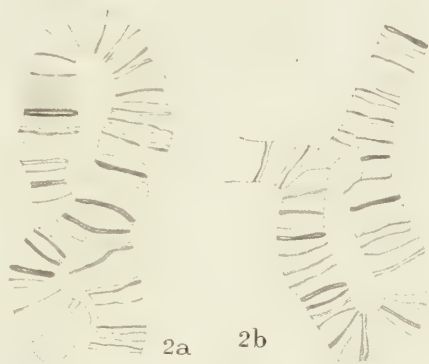


Abb. 2a u. b. Inversionen des X-Chromosoms. Zeichnungen nach Orcein-Quetschpräparaten. *Attila* a; b *Aldo* (Vergrößerung 1125mal).

Inversion des 2. Chromosoms.

Das 2. ist das kürzeste der stabförmigen Chromosomen und enthält in den untersuchten Populationen nur 1 Inversion.



Abb. 3. Inversion des 2. Chromosoms. Zeichnung nach einem Orcein-Quetschpräparat. *Ingrid* (Vergrößerung 1128mal).

Ingrid (I_1). Kurze Inversion von Zone 22 A bis Zone 25 A, mit dem Balbianiring, einem regelmäßig und gut sichtbaren heterochromatischen Chromosomenabschnitt. Sie ist die häufigste der 23 Inversionen (Abb. 3).

Inversionen des 3. Chromosoms.

Urs (U_1). Beginnt in Zone 40 A und endet in Zone 45 C (Abb. 4 a).

Ursula (U_4). Beginnt ungefähr 10 Bänder nach Inversion *Urs* und endet zusammen mit dieser (40 E—45 C). Sie tritt allein auf oder mit Inversion *Urs* kombiniert (Abb. 4 b und 4 a).

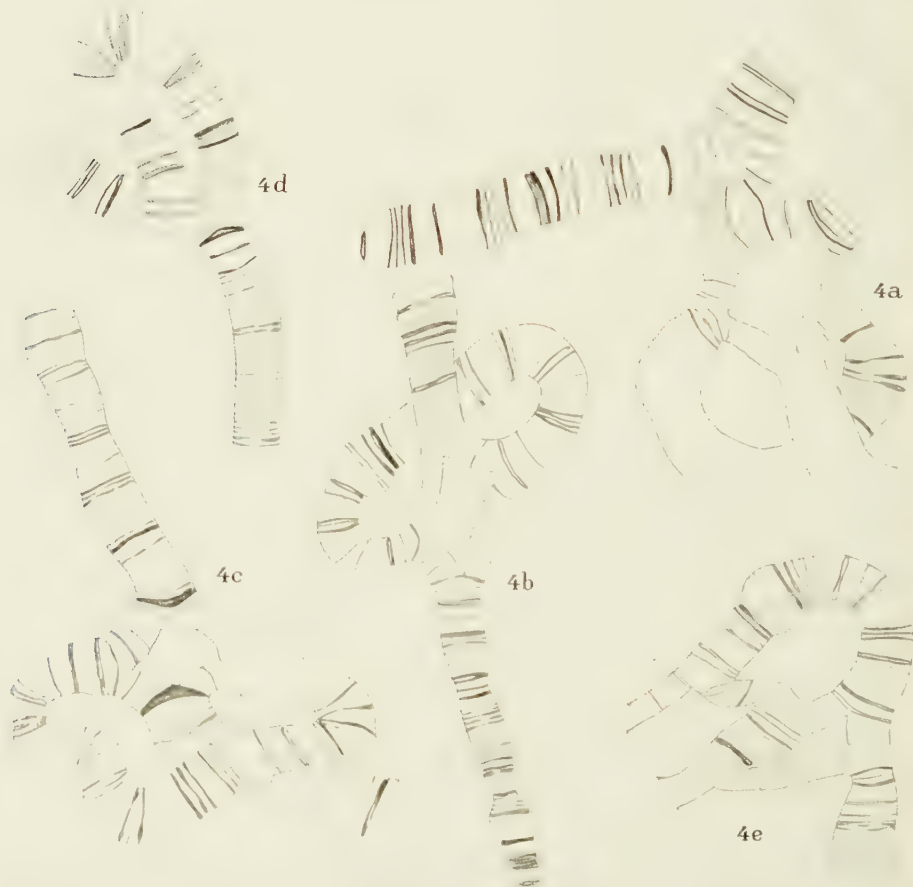


Abb. 4 a—e. Inversionen des 3. Chromosoms. Zeichnungen nach Orcein-Quetschpräparaten. a *Urs*, *Ursula* und *Umberto*; b *Ursula*; c *Umberto*; d *Undine*; e *Umberto* und *Undine* (Vergrößerung 1128mal).

Umberto (U_2). Beginnt in Zone 45D und endet in Zone 51B. Die Zone 51 fällt in den Präparaten dadurch auf, daß sie sehr wenig dunkle Bänder enthält (Abb. 4c). Tritt sehr häufig zusammen mit Inversion *Urs* auf (Abb. 4a).

Undine. Ist kleiner als Inversion *Umberto*. Erstreckt sich über die Zonen 46A—50B und 51B—52B, greift also mit wenigen Bändern über Inversion *Umberto*. Sie tritt sowohl allein, als auch mit Inversion *Umberto* zusammen auf (Abb. 4d).

Die Inversionen *Urs*, *Ursula* und *Umberto* sind häufig und traten in allen untersuchten Populationen auf. Inversion *Undine* ist selten.

Inversionen des 4. Chromosoms.

Ernst (E_9). Eine große Inversion von Zone 58D bis Zone 68C. Sie endet vor einer charakteristischen Gruppe von Bändern, bestehend aus 2 deutlichen dunkeln Bändern und einem feinen Band. Sie enthält meistens 2 kleine ungepaarte Chromosomenstücke, die aus der Kombination von Inversion *Edda* und *Eleonore* entstehen (Abb. 5a).

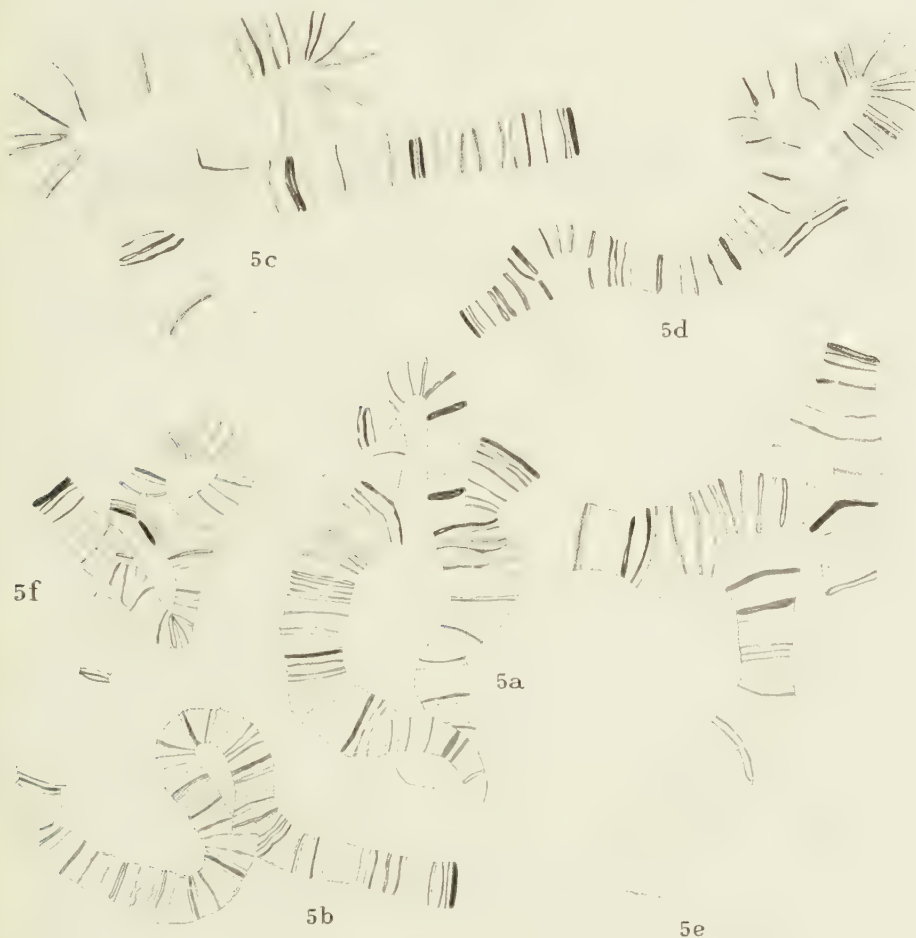


Abb. 5a—f. Inversionen des 4. Chromosoms. Zeichnungen nach Orcein-Quetschpräparaten. a *Ernst*, *Edda* und *Eleonore*; b *Eva*; c *Emanuel*; d *Emanuel*, *Edda* und *Eleonore*; e *Ernst*, *Eva*, *Edda* und *Eleonore*; f *Ernst* und *Emanuel* (Vergrößerung 1128 mal).

Eva. Kleine Inversion in der Mitte des Chromosoms. Sie ist in den beiden Inversionen *Ernst* und *Emanuel* eingeschlossen, beginnt in Zone 60 und endet in Zone 67. Sie wurde mit allen Inversionen des 3. Chromosoms kombiniert angetroffen. Ist sie mit den Inversionen *Edda* und *Eleonore* kombiniert, so liegt die distale kleine Schlinge innerhalb der Inversion, die proximale außerhalb (Abb. 5b).

Emanuel (E_8). Ist kürzer als Inversion *Ernst*, beginnt in Zone 61A und endet an der gleichen Stelle wie Inversion *Ernst*. Im Unterschied zu dieser schließt sie die proximale kleine Schlinge nicht ein, wenn sie mit den Inversionen *Edda* und *Eleonore* zusammen auftritt (Abb. 5c).

Edda und *Eleonore* (E_{1+2}). Treten nie einzeln auf. Miteinander kombiniert bilden sie eine Doppelschlinge, wobei aber in der einen Schlinge, die sehr kurz ist, die beiden homologen Chromosomen häufig nicht gepaart sind (Abb. 5d). *Edda* erstreckt sich von Zone 58D—64D, *Eleonore* von 58D—62D. Sie sind entweder gleichzeitig entstanden oder die Genanordnung mit der zuerst erfolgten Inversion ging in den untersuchten Populationen verloren. Die beiden Inversionen *Edda* und *Eleonore* sind in allen untersuchten Populationen die häufigsten Inversionen des 4. Chromosoms.

Inversionen des 5. Chromosoms.

Im 5. und längsten Chromosom wurden am meisten Inversionen gefunden. Von den 11 Inversionen sind aber nur 3 häufig und nur 4 traten in allen Populationen auf.

Otilie und *Orson*. Die beiden übergreifenden, kleinen, distalen Inversionen traten immer zusammen auf. Sie wurden noch nicht einzeln lokalisiert. Die Kombination der beiden Inversionen ergibt im Speicheldrüsenchromosomenbild 2 ungefähr gleich große Schlingen von Zone 91B—98D (Abb. 6a). Das sehr kurze Chromosomenstück, das, da die Inversionen übergreifend sind, die 3. Paarungsstelle bildet, ist häufig nicht gepaart. Die beiden Inversionen sind häufig.

Olga. Große distale Inversion, die ungefähr mit Inversion *Orson* beginnt und mit Inversion *Otilie* endet (91A—98D). Sie kommt allein vor, ist aber häufig kombiniert mit den Inversionen *Orson* und *Otilie*, wobei eine Chromosomenkonfiguration entsteht, wie sie Abb. 6c zeigt. Der kürzeste der 3 homologen Chromosomenabschnitte ist häufig nicht gepaart (Abb. 6b). Inversion *Olga* wurde in allen untersuchten Populationen gefunden und ist ziemlich häufig.

Orest. Beginnt in Zone 67 und endet in Zone 70. In der Mitte der Inversion sind 2 sehr dunkel gefärbte Bänder charakteristisch. Sie greift über die Inversionen *Othmar*, *Oskar*, *Othello*, *Ossian* und *Ottokar*, trat aber, da sie selten ist, nie mit einer dieser Inversionen zusammen auf.

Othmar. Große Inversion in der Mitte des Chromosoms. Sie beginnt in Zone 68 und endet in Zone 75.

Oskar (O_7). Große Inversion in der proximalen Hälfte des Chromosoms (Abb. 6c). Sie ist in Frankreich und Portugal viel häufiger als in der Schweiz. Zone 77D bis Zone 85C.

Ortega. Kleine submediale Inversion. Beginnt in Zone 87A und endet in Zone 90C. Sie ist sehr selten, trat nur in Eglisau und Tellay auf (Abb. 6a).

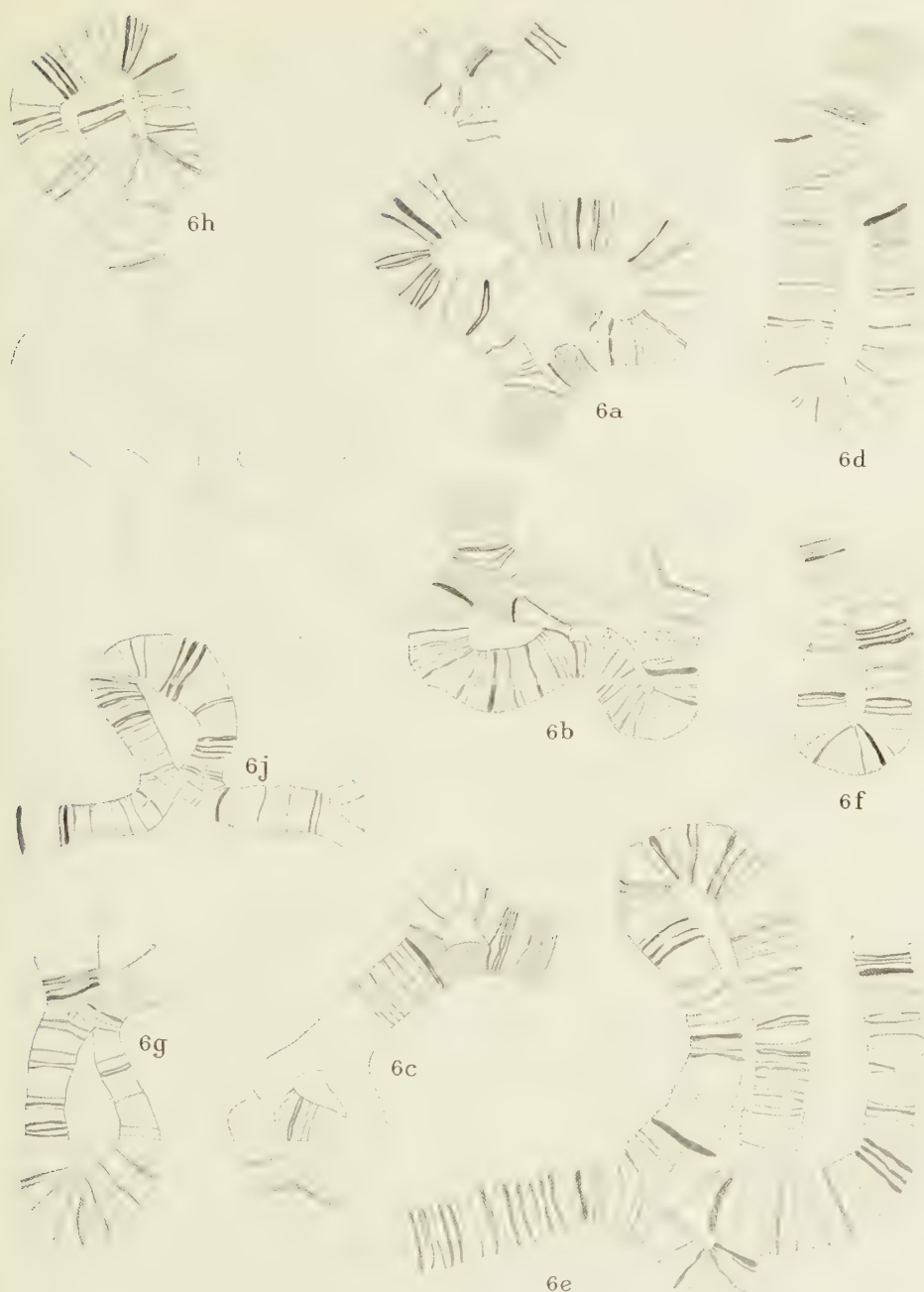


Abb. 6a—j. Inversionen des 5. Chromosoms. Zeichnungen nach Orcein-Quetschpräparaten. a Orson, Ottilie und Ortega; b Orson, Ottilie und Olga; c Orson, Ottilie und Olga; d Olga; e Oskar; f Othello; g Oswald; h Ossian; j Ottokar (Vergrößerung 1125mal).

Othello. Kleine submediale Inversion. Sie beginnt in Zone 84A und endet ungefähr beim Beginn der Inversion Ortega 86E. Sie trat nur in Eglisau und Lissabon auf (Abb. 6f).

Oswald. Kleine Inversion, die sich nur schwer von Inversion *Othello* unterscheiden läßt. Beide Bruchstellen liegen wenige Bänder außerhalb derjenigen von Inversion *Othello*. Sie beginnt in Zone 83 B und endet in Zone 87 B. Inversion *Oswald* wurde nur 1mal in Küsnacht gesehen (Abb. 6g).

Ossian (O_6). Mitttelgroße mediale Inversion von Zone 85 C bis Zone 90 D. In der Mitte der Inversion befindet sich eine charakteristische Gruppe von 4 Bändern. Inversion *Ossian* trat ebenfalls nur 1mal, in Eglisau, auf (Abb. 6h).

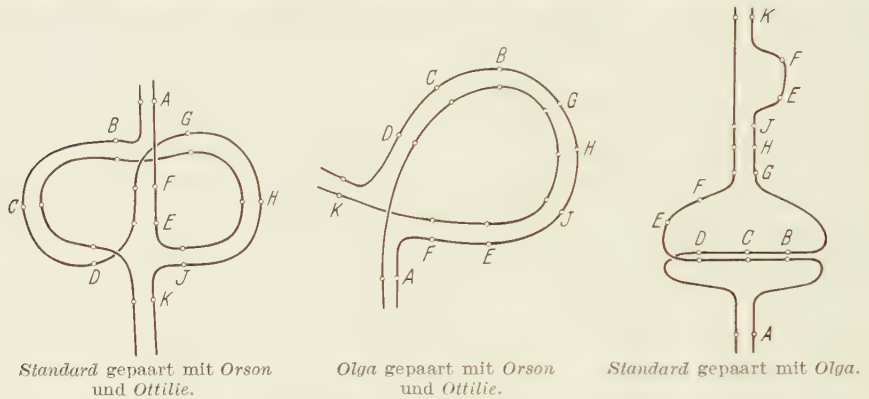


Abb. 7. Schema zum Verständnis der Abb. 6a, d und c.

Genanordnung *Standard*: A B C D E F G H J K;

Hypothetische Genanordnung, die den Übergang zu *Orson* und *Otilie* bildet: A F E D C B G H J K;

Genanordnung *Orson* und *Otilie*: A F E J H G B C D K; Genanordnung *Olga*: A D C B G H J E F K.

Ottokar (O_2). Kurze Inversion, die ungefähr mit der Inversion *Ossian* in Zone 85 C beginnt, aber kürzer als diese ist und schon in Zone 89 C endet. Sie trat in allen untersuchten Populationen auf, häufig zusammen mit den Inversionen *Orson* und *Otilie* (Abb. 6i).

V. Jahreszeitliche Veränderungen der Häufigkeit von Inversionen.

Die Wechselbeziehungen zwischen Umwelt und Genotypus sind schon lange bekannt. So konnte TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1935) bei *D. funebris* Temperaturrassen feststellen. DUBININ und TINIAKOV (1946) beobachteten, ebenfalls an *D. funebris*, eine Beziehung zwischen Inversionsfrequenz und Biotop. Doch wurde die bei *D. pseudoobscura* festgestellte mikrogeographische Differentiation von DOBZHANSKY und QUEAL (1938), KOLLER (1939) und DOBZHANSKY (1939) noch der genetischen Oszillation in mittleren und kleinen Populationen zugeschrieben. Erst die Populationskastenversuche von WRIGHT und DOBZHANSKY (1946) haben gezeigt, daß die Träger verschiedener Chromosomenstrukturen unter den gleichen Bedingungen verschiedene selektive Werte besitzen. Diese Tatsache stellt auch sicher, daß die jahreszeitlichen Veränderungen der Chromosomenstruktur einer Population eine Folge des Selektionsdruckes sind, daß sie also in Anpassung an die jahreszeitlich bedingten, ökologischen Veränderungen des Biotops entstehen. Diese Anpassung erfolgt nicht durch das Individuum selbst, sondern durch die Zahl seiner Nachkommen. Es werden in jeder Jahreszeit die Tiere am meisten Nachkommen haben, deren Chromosomenstruktur den größten selektiven Wert

hat. Deshalb kann eine jahreszeitliche Variabilität nur erwartet werden bei Arten mit kurzer Lebensdauer und schneller Generationenfolge (DOBZHANSKY 1944). Eine solche saisonbedingte Variation wurde zum erstenmal beobachtet an *Adalia bipunctata* von TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1940).

Die Anpassung einer Population an wechselnde Bedingungen ist möglich durch den Polymorphismus ihrer Chromosomenstruktur. Dieser wird erhalten durch den Heterosiseffekt, indem die überlegene Vitalität der strukturell heterozygoten Tiere bewirkt, daß eine Inversion unter ungünstigen Bedingungen durch die Selektion nicht aus der Population ausgemerzt wird, sondern erhalten bleibt (DOBZHANSKY 1950). Der chromosomale Polymorphismus erlaubt eine sehr schnelle Adaptation der Population und wirkt so gleichsam als Puffer gegenüber den Veränderungen der Umwelt.

Ob in *D. subobscura*-Populationen jahreszeitlich bedingte Änderungen der Chromosomenstruktur vorkommen, wurde an 3 Populationen geprüft. Die Populationen von **Küsnacht** und **Eglisau** wurden im Frühling, im Hochsommer und im Herbst untersucht, die Population von **Braunwald** im Frühling und im Hochsommer. An 2 Populationen, **Fetan** und **Küsnacht**, wurde festgestellt, wie weit die Chromosomenstruktur der Populationen sich verändert, dadurch, daß im Winter die Individuenzahl auf ein Minimum reduziert wird.

Eine ausführliche Beschreibung der Fangplätze erfolgte im Abschnitt 3 (S. 385). Es werden hier lediglich noch die Fangdaten angegeben und in großen Zügen die jahreszeitlichen Veränderungen der Biotope beschrieben. In **Küsnacht** wurde der 1. Fang vom 12.—26. April 1949 ausgeführt und mit dem Frühlingfang des darauffolgenden Jahres vom 12. April bis 20. Mai verglichen. Beide Fänge erfolgten kurz nach dem letzten Schneefall zu einer Zeit, da die Vegetation noch sehr spärlich war. Den Fangergebnissen nach zu schließen, ist die *D. subobscura*-Population in dieser Jahreszeit sehr reduziert und zahlenmäßig der *D. obscuroides*-Population weit unterlegen. Der 3. Fang erfolgte in der wärmsten und üppigsten Periode des Sommers vom 16.—21. August. Im Herbst wurde vom 10.—24. Oktober gesammelt. In dieser Jahreszeit sinkt besonders nachts die Temperatur merklich (Monatsmittel der Temperatur im Juli 18,3° C, im Oktober 8,4° C). Zudem ist überall sehr viel Obst vorhanden und die Zusammensetzung der *D.*-Fauna im Zusammenhang damit stark verändert.

In **Eglisau** wurden die 3 Fänge vom 6.—9. Juni, vom 21.—23. August und vom 19.—23. Oktober 1950 ausgeführt. Die für Küsnacht beschriebenen Veränderungen des Biotops gelten auch hier.

In **Braunwald** wurde vom 22.—24. Mai und am 3. Juli gefangen. Im Mai lagen an den schattigen Hängen noch die letzten Schneereste und in den Fangkesseln erschienen nur vereinzelte *D. subobscura*-Individuen.

In **Fetan** wurde der eine Fang im August 1949, der andere im August 1950 ausgeführt.

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse dieser Untersuchung zusammengestellt.

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Daten derselben Population wurden mit dem χ^2 -Test statistisch geprüft, konnten jedoch in keinem Falle

Tabelle 2. Jahreszeitliche Schwankungen der Häufigkeit der Inversionen.
Die Zahlen geben die Anzahl (in Prozenten) der Inversionsheterozygoten an.

Inversionen	Fangplatz										
	Küsnacht				Eglisau			Braunwald		Fetan	
	Daten										
	April 1949	April 1950	August 1950	Oktober 1950	Juni 1950	August 1950	Oktober 1950	Mai 1950	Juli 1950	August 1949	August 1950
	Zahl der untersuchten Tiere										
	100	85	92	65	93	99	22	13	54	73	82
Attila	?	39	46	51	37	44	31	25	36	?	43
Aldo	?	7	11	12	11	13	31	19	25	?	13
Ingrid	47	55	41	48	57	50	59	56	48	45	51
Urs	46	34	45	42	45	46	32	36	39	27	40
Ursula	20	14	12	25	11	12	14	9	6	4	11
Umberto	39	36	42	40	40	47	32	37	35	30	38
Ernst	4	6	7	11	5	6	5	7	13	4	6
Emanuel	6	9	5	6	8	7	5	—	9	15	16
Edda	15	15	20	21	12	16	9	12	17	4	15
Eleonore											
Otilie											
Orson	30	24	25	23	18	25	36	21	24	18	29
Olga	17	12	10	17	11	13	32	7	11	11	6
Ottokar	5	4	4	3	8	6	9	12	6	10	4

gesichert werden. Daraus geht hervor, daß in den 4 untersuchten Populationen keine statistisch gesicherten jahreszeitlichen Variationen auftreten. Es wurden auch keine jahreszeitlich unabhängigen, zeitlichen Schwankungen der Inversionshäufigkeit gefunden. Nur die Inversion *Ursula* in Küsnacht und die Inversion *Olga* in Eglisau zeigen eine gewisse Tendenz zur Veränderung ihrer Frequenz.

VI. Die geographische Verbreitung der Inversionen.

Die geographische Verbreitung der Inversionen von *D. subobscura* wird aus Tabelle 3 ersichtlich. Von den 23 Inversionen wurden 13 in der Schweiz, in Frankreich und in Lissabon an allen Fangplätzen gefunden. Die beiden Inversionen *Eva* und *Orest* fehlen nur in je 3 Populationen. Die Inversion *Oskar* trat zwar nur an 6 Fangplätzen auf, aber sowohl in der Schweiz, wie in Frankreich und Portugal. Die beiden Inversionen *Ortega* und *Othello* wurden zwar sehr selten gefunden, traten aber doch in der Schweiz und in Frankreich auf. Die Inversion *Othmar* wurde nur in der Schweiz gefunden, ist aber auch da so selten, daß die Zahl der untersuchten Tiere zu klein ist, um daraus mit Sicherheit auf das Fehlen dieser Inversion in Frankreich und Lissabon zu schließen. Die Inversion *Oswald* wurde nur in einem Tier in Küsnacht gefunden. Die Inversion *Ottokar* scheint in Lissabon zu fehlen.

Im ganzen sind die Inversionen von *D. subobscura* sehr weit verbreitet. Wir können keine Inversion mit Sicherheit als für ein begrenztes Gebiet endemisch bezeichnen.

Tabelle 3. Frequenz (in Prozenten) der einzelnen Inversionen in den untersuchten Populationen.

Inversionen	Fangplätze												
	Fétan	Braunwald	Thun	Vitznau	Küsnacht	Eglisau	Oberdorf	Bex	Châteauneuf	Tellay	Biaz	Garonne	Lissabon
	Zahl der untersuchten Tiere												
	82	97	82	71	212	214	103	81	99	60	88	68	44
<i>Attila</i>	43,3	31,6	52,1	34,0	45,2	39,7	36,4	27,0	37,8	7,5	41,9	28,4	24,2
<i>Aldo</i>	13,3	22,4	17,2	14,0	10,1	14,3	21,4	18,7	15,1	38,5	33,9	26,1	48,5
<i>Ingrid</i>	51,2	45,5	51,2	48,1	50,6	54,2	54,8	44,0	50,2	46,6	55,6	51,4	40,1
<i>Urs</i>	40,3	36,9	45,1	39,4	40,1	44,3	43,9	51,1	45,4	46,6	42,9	36,9	2,3
<i>Ursula</i>	11,0	7,2	13,4	8,4	16,1	11,5	12,6	3,5	17,5	26,6	29,5	30,8	43,1
<i>Umberto</i>	37,8	35,9	45,1	33,8	38,4	43,3	44,9	51,1	40,3	54,9	39,5	39,8	2,3
<i>Undine</i>	—	—	—	—	0,8	2,3	—	—	—	—	1,2	1,5	—
<i>Ernst</i>	6,1	10,3	10,9	8,5	7,8	5,5	2,9	5,9	9,3	8,3	10,8	7,4	35,2
<i>Eva</i>	—	1,0	2,4	—	2,9	1,4	0,9	—	1,0	1,6	2,4	4,4	36,3
<i>Emanuel</i>	15,9	4,1	3,6	2,8	7,0	7,4	5,8	15,4	1,0	1,6	13,2	5,9	13,9
<i>Edda</i>	14,1	14,1	13,1	24,0	17,3	13,4	16,4	28,9	39,0	45,0	39,8	28,1	37,1
<i>Eleonore</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ottilie</i>	29,3	22,6	29,2	33,9	23,6	23,0	22,2	34,4	32,9	39,9	31,4	56,0	19,0
<i>Orson</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Olga</i>	6,1	6,2	19,4	28,2	12,0	13,8	11,6	7,1	26,7	39,9	18,1	36,8	16,0
<i>Orest</i>	5,0	6,2	2,0	—	1,2	—	2,0	4,0	4,1	2,0	2,4	—	—
<i>Othmar</i>	—	—	—	—	0,4	0,9	1,0	—	—	—	—	—	—
<i>Oskar</i>	—	—	—	—	—	0,5	—	—	3,1	2,0	9,0	4,4	44,0
<i>Ortega</i>	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	12,0	—	—	—
<i>Othello</i>	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—	1,5	—
<i>Oswald</i>	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ossian</i>	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ottokar</i>	4,0	8,2	4,0	6,1	3,7	6,5	3,0	2,1	1,0	3,2	3,1	1,5	—

VII. Das Vorkommen chromosomaler Rassen.

Wie im letzten Kapitel ausgeführt wurde, sind die Inversionen bei *D. subobscura* sehr weit verbreitet. Das Vorhandensein chromosomaler Rassen in dem untersuchten Gebiet kann deshalb nur auf Unterschieden der Frequenz der einzelnen Inversionen beruhen.

Die Häufigkeit einer Genanordnung ist von mindestens 2 Faktoren abhängig, von ihrem Selektionswert im homozygoten Zustand im betreffenden Biotop und von der Größe ihres Heterosiseffektes im heterozygoten Zustand. Eine Genanordnung mit negativem Selektionswert und positiver Euheterosis (DOBZHANSKY 1950) wird in einer Population so häufig sein, daß ein Gleichgewicht besteht zwischen möglichst vielen heterozygoten Individuen und möglichst wenigen für diese Inversion homozygoten Tieren (DOBZHANSKY 1947).

Eine 1. Methode, Unterschiede der chromosomalen Struktur zweier Populationen zu finden, besteht darin, daß man die Häufigkeit der verschiedenen Genanordnungen registriert (z. B. DOBZHANSKY 1944, CARSON und STALKER 1947, 1949, STALKER und CARSON 1948). Dabei wird vernachlässigt, in welchem Grade die beiden obenerwähnten Faktoren an den Unterschieden zwischen den Populationen beteiligt sind.

Bei der 2. Methode, Wildpopulationen zu vergleichen, stellen wir nur die Häufigkeit der Inversionsheterozygoten fest. Es wird auch hier wieder der Unter-

schied zwischen den Populationen festgestellt, nicht aber analysiert, wieweit er auf verschiedenen Selektionswerten der homozygoten oder der heterozygoten Genanordnungen beruht. Zu einer exakten Beurteilung der Chromosomenstruktur einer Population müßten beide Beobachtungen vereinigt sein. Es müßte die Häufigkeit der homozygoten und der heterozygoten Genanordnungen bekannt sein.

Ein großer Teil der Inversionen bei *D. subobscura* sind relativ kurz und voneinander unabhängig. Solche Inversionen können durch Crossing over ausgetauscht werden und somit auf Chromosomen mit verschiedenen Genanordnungen gefunden werden. Dadurch wird die Zahl der möglichen Genanordnungen erhöht. Für die 2 unabhängigen Inversionen des X-Chromosoms ist sie bereits $2^3 = 8$. Daher ist es nicht möglich, die Frequenzen der Genanordnungen zu ermitteln, d. h. zu prüfen, wie oft eine Inversion mit ganz bestimmten anderen Inversionen kombiniert auftritt. Da die Inversionen zahlreich sind, ist es auch nicht möglich, zu unterscheiden zwischen der homozygoten Standardgenanordnung und der homozygoten invertierten Genfolge, so daß die Resultate dieser Arbeit nur Aufschluß geben über die Frequenz der Inversionen in heterozygotem Zustand.

Die Ergebnisse finden sich in Tabelle 3 und sind in den Abb. 8 und 9 graphisch dargestellt. Diejenigen Inversionen (*Orest*, *Othmar*, *Othello*, *Oswald*, *Ossian*, *Ottokar*, *Undine*), die so selten sind, daß in der graphischen Darstellung Unterschiede zwischen den Populationen nicht zum Ausdruck kämen, wurden dort weggelassen. (Im folgenden wird unter der Inversionshäufigkeit die Frequenz der Inversionsheterozygoten verstanden).

Die Population von **Lissabon** ist verschieden von den übrigen untersuchten Populationen in der Häufigkeit von 6 Inversionen. *Urs*: Die Inversionshäufigkeit ist in der Schweiz und in Frankreich mehr oder weniger konstant (37—51%), in Lissabon dagegen sehr klein (2,3%); $P < 0,001$. Für die statistische Sicherung des Unterschiedes wurde die Population mit der ihr zahlenmäßig am nächsten stehenden Population mit Hilfe des χ^2 -Testes verglichen. War der Unterschied gesichert, so durfte der Unterschied auch den andern Populationen gegenüber als gesichert gelten, wenn bei diesen die Zahl der untersuchten Tiere ungefähr gleich oder größer war. *Umberto*: Auch diese Inversion ist in allen Populationen häufig mit Ausnahme von Lissabon (2,3%); $P < 0,001$. *Eva*: Die Inversion ist in Lissabon häufig (36%), in allen anderen Populationen selten (0—4%); $P < 0,01$. *Ernst*: Die Häufigkeit variiert in den übrigen Populationen zwischen 3% und 11%; in Lissabon beträgt sie 35%; $P < 0,001$. *Oskar*: Wurde in der Schweiz nur in Eglisau gefunden. In Frankreich trat sie in allen Populationen auf, in Lissabon ist sie häufig, 44%; $P < 0,001$. *Ingrid*: Ist in allen Populationen häufig (40—56%). In Lissabon ist die Häufigkeit am kleinsten; doch ist der Unterschied nur einzelnen Populationen gegenüber gesichert.

Die Population von **Tellay** ist in der Häufigkeit von 2 Inversionen von den übrigen Populationen verschieden. *Attila*: Die Inversionshäufigkeit variiert stark von Population zu Population (8—52%). Tellay ist mit 8% am tiefsten; $P < 0,001$. *Ortega*: Wurde nur in Eglisau und Tellay gefunden. Der Unterschied zwischen den beiden Häufigkeiten ist statistisch gesichert; $P < 0,001$.

Die Häufigkeit der Inversion *Aldo* ist in der Schweiz klein (10—22%). Sie wird in Frankreich größer (15—39%), $P < 0,001$, und erreicht in Lissabon 49%;

$P < 0,001$. Die Inversionen *Edda* und *Eleonore* sind in der Schweiz weniger häufig (13—29%) als in Frankreich und Lissabon (28—45%); $P < 0,001$. Die Inversion *Ursula* ist in der Schweiz selten (4—16%), wird in Frankreich häufiger (18—31%),



Abb. 8.

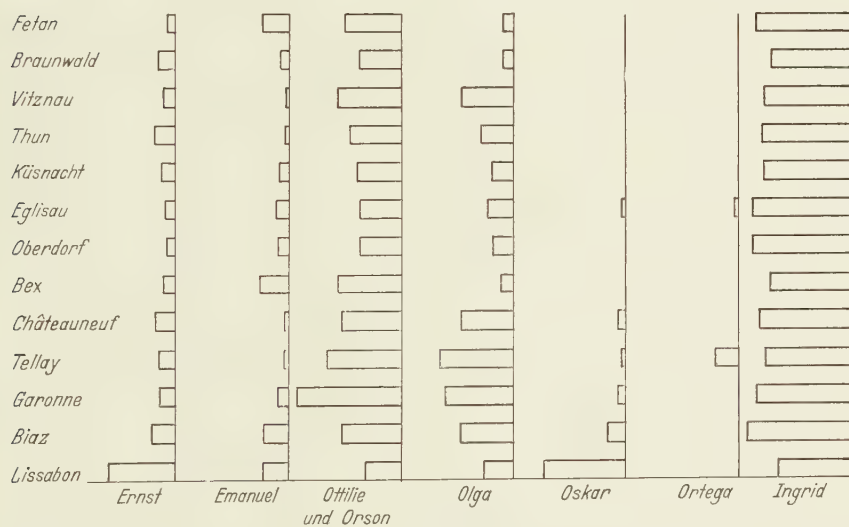


Abb. 9.

Abb. 8 u. 9. Häufigkeit der Inversionen (in Prozenten). Die Höhe der Säulen stellt die Häufigkeit dar. Die Namen der Inversionen sind links angegeben. Die entsprechenden Werte der 13 Populationen stehen horizontal nebeneinander.

$P < 0,001$, und ist in Lissabon am häufigsten (43%); $P < 0,001$. Die Häufigkeit der Inversionen *Orson* und *Ottillie* ist in den schweizerischen Populationen beinahe konstant (22—34%). In Frankreich ist sie größer (31—56%); $P \sim 0,001$. In Lissabon erreicht sie wieder die Größe der schweizerischen Populationen (19%); $0,01 > P > 0,001$. Die Inversion *Olga* verhält sich ähnlich wie *Orson* und *Ottillie*: Schweiz 6—28%, Frankreich 18—40%; $P < 0,001$; Lissabon 16%, $0,01 < P < 0,05$.

Die Unterschiede zwischen diesen Gruppen von Populationen wurden mit der χ^2 -Methode gesichert.

Diese Ergebnisse zeigen, daß auch bei *D. subobscura* chromosomale Rassenbildung stattgefunden hat, trotzdem die Art über das relativ kleine untersuchte

Tabelle 4. Durchschnittliche Zahl heterozygoter Inversionen/Tier.

n Zahl der untersuchten Tiere; oben ♂ unten ♀.

Fangplatz	n	Durchschnittliche Inversionen je Individuum	Variationsbreite
Fetan	♂ 22 ♀ 60	2,3 3,3	0—6 0—8
Braunwald. . .	11	2,2	0—4
1. Fang . . .	32	2,4	0—7
Braunwald. . .	10	2,8	1—5
2. Fang . . .	44	2,5	0—7
Vitznau . . .	27	2,6	0—7
	44	3,7	0—8
Thun	24	2,9	0—6
	58	3,8	0—11
Küsnacht . .	31	2,3	0—5
1. Fang . . .	54	3,1	0—8
Küsnacht . .	30	2,3	0—6
2. Fang . . .	62	3,4	0—9
Küsnacht . .	22	2,7	0—10
3. Fang . . .	43	3,4	0—8
Eglisau . . .	31	2,6	0—8
1. Fang . . .	62	2,9	0—8
Eglisau . . .	31	2,2	0—6
2. Fang . . .	68	3,6	0—9
Eglisau . . .	6	3,7	1—5
3. Fang . . .	16	3,1	0—8
Oberdorf. . .	19	2,4	0—6
	84	3,2	0—8
Bex	36	2,8	0—8
	48	3,3	0—9
Châteauneuf .	33	3,5	0—9
	66	3,4	0—7
Garonne . . .	14	4,0	0—7
	54	4,4	0—9
Tellay	20	4,1	0—8
	40	4,6	1—9
Biaz	26	4,0	0—8
	62	4,8	0—11
Lissabon. . .	11	3,4	0—6
	33	4,2	0—10

Gebiet mehr oder weniger kontinuierlich verbreitet ist und obschon die Migrationsrate wahrscheinlich groß ist.

VIII. Der strukturelle Chromosomenpolymorphismus der Populationen.

Der Grad des chromosomalen, strukturellen Polymorphismus einer Population kann abgelesen werden an der durchschnittlichen Zahl heterozygoter Inversionen pro Individuum, da die Träger der verschiedenen Genanordnungen in einer Population eine einheitliche Fortpflanzungsgemeinschaft bilden.

Bei *D. subobscura* wurde für 13 Populationen die durchschnittliche Zahl heterozygoter Inversionen pro Individuum bestimmt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Für die Männchen sind die Durchschnitte kleiner als für die Weibchen, weil im hemizygoten X-Chromosom der Männchen Inversionen nicht heterozygot auftreten können.

Die statistische Prüfung des Unterschiedes der Werte der verschiedenen Populationen erfolgte nach dem t-Verfahren. Es zeigte sich dabei, daß die Zahl der untersuchten Tiere zu klein ist, um männliche und weibliche Tiere getrennt behandeln zu können. Des-

halb wurden die Geschlechtschromosomen vernachlässigt und nur die durchschnittliche Zahl der autosomalen Inversionen pro Individuum für die statistischen Berechnungen verwendet.

In Tabelle 5 sind die Ergebnisse der statistischen Prüfung zusammengestellt. Danach ist der Polymorphismus der *D. subobscura*-Populationen an der Garonne, in Tellay und in Biaz statistisch gesichert höher als in den schweizerischen Populationen. Der Unterschied gegenüber Vitznau, Thun und Bex ist nur schwach gesichert. (Eine Ausnahme bilden Garonne-Küsnacht, 3. Fang und

Tellay-Vitznau. In Eglisau, 3. Fang, ist die Zahl der untersuchten Tiere so klein, daß die Unterschiede nicht gesichert werden konnten.)

Die schweizerischen Populationen sind unter sich gleich, ebenso die französischen.

Lissabon steht zwischen den beiden Gruppen, doch ist auch hier die Zahl der untersuchten Individuen zu klein, um feinere Unterschiede zu sichern.

IX. Diskussion.

a) Jahreszeitliche Schwankungen der Inversionsfrequenz.

In den 3 Populationen, Küsnacht, Eglisau und Braunwald ist die Häufigkeit der Inversionen in den verschiedenen Jahreszeiten mehr oder weniger konstant, soweit dies aus den 2—3 Stichproben ersichtlich ist.

Die Untersuchungen an *D. pseudoobscura* (DOBZHANSKY 1948) zeigen, daß Befunde an Populationen nicht ohne weiteres für die Art als Ganzes gelten. Es können wohl die einen Populationen solche jahreszeitlichen Schwankungen der Häufigkeit ihrer Inversionen aufweisen, während andere sich im Laufe der Jahreszeiten nicht verändern.

Die Ursache des Fehlens jahreszeitlicher Variationen wurde von DOBZHANSKY diskutiert. Danach braucht sie keineswegs darin zu liegen, daß sich die Inversionen der Selektion gegenüber neutral verhalten. Es ist vielmehr möglich, daß das durch den Heterosiseffekt bedingte Gleichgewicht eine Veränderung der Frequenz einer Inversion verhindert oder doch wenigstens vermindert. Andererseits besteht die Möglichkeit, daß nach dem Gesetz des Minimums die Inversionshäufigkeit durch einen im Laufe der Jahreszeiten sich nicht verändernden ökologischen Faktor bestimmt wird, so daß eine Veränderung der übrigen ökologischen Faktoren keinen Effekt zur Folge hat.

Die Konstanz der Chromosomenstruktur ist von Bedeutung beim Vergleich von Populationen. Theoretisch können nur Populationen miteinander verglichen werden, die zur selben Zeit untersucht worden sind. Praktisch ist dies nicht möglich. Wenn wir nun Populationen, die zu verschiedener Zeit untersucht wurden, dennoch miteinander vergleichen wollen, müssen wir das Ausmaß ihrer Veränderung im Laufe der verschiedenen Jahreszeiten kennen. In der vorliegenden Arbeit hat es sich gezeigt, daß diese jahreszeitlichen Schwankungen klein sind, jedenfalls kleiner als die Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen.

b) Die weite geographische Verbreitung der Inversionen bei *D. subobscura*.

CARSON und STALKER (1947) fanden bei *D. robusta* aus 7 nordamerikanischen Staaten 19 verschiedene Genanordnungen. Vier davon traten nur in einer einzigen Population auf. Vier weitere wurden in einigen Populationen gefunden, während sie in anderen gut untersuchten Populationen fehlen.

Bei *D. pseudoobscura* fand DOBZHANSKY (1944) 15 Genanordnungen, von denen keine im ganzen Verbreitungsgebiet der Art vorkommt. Einige sind endemisch für kleinere Gebiete, andere sind sehr weit verbreitet.

Beide Arten, *D. robusta* und *D. pseudoobscura*, sind Wildbiotoparten und werden kaum in Kulturbiotopen gefunden. Eine passive Durchmischung der Populationen, die die geographische Isolation durchbricht, findet deshalb nicht

Tabelle 5. Vergleich der strukturellen Heterozygotie

Die Zahlen geben die Wahrscheinlichkeit

Braunwald. . .	> 0,05						
Braunwald. . .	> 0,05	> 0,05					
Vitznau . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05				
Thun	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05			
Küsnacht . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Küsnacht . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	
Küsnacht . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
Eglisau . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
Eglisau . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
Eglisau . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
Oberdorf . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
Bex.	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
Châteauneuf .	> 0,05	0,05—0,01	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
Garonne. . .	0,01—0,001	0,01—0,001	0,01—0,001	0,05—0,01	0,05—0,01	< 0,001	0,01—0,001
Tellay. . . .	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,01—0,001	0,05—0,01	< 0,001	< 0,001
Biaz	< 0,001	0,01—0,001	< 0,001	0,05—0,01	0,05—0,01	< 0,001	< 0,001
Lissabon . .	> 0,05	0,05—0,01	0,05—0,01	> 0,05	> 0,05	0,05—0,01	> 0,05
	Fetan	Braunwald 1. Fang	Braunwald 2. Fang	Vitznau	Thun	Küsnacht 1. Fang	Küsnacht 2. Fang

statt. Zudem ging die Verbreitung von Entstehungszentrum aus so langsam vor sich, daß eine fortschreitende Differentiation möglich war. Diese beiden Faktoren begünstigen die Bildung chromosomaler Rassen.

Anders verhalten sich Kulturbiotoparten wie *D. melanogaster* und *D. ananassae*. In Wildpopulationen von *D. ananassae* fand KIKKAWA (1938) 5 Inversionen, 3 davon in Stämmen aus Nordamerika, Japan und China. In brasilianischen Stämmen fanden DOBZHANSKY und DREYFUS (1943) weitgehend dieselben Inversionen. Diese weite Verbreitung der Inversionen läßt sich sowohl dadurch erklären, daß die Verbreitung der Art passiv war und deshalb relativ schnell erfolgte, als auch durch die immer wieder neu stattfindende Durchmischung der Populationen.

Bei diesen Betrachtungen nehmen wir an, daß jede Inversion nur 1mal entstanden ist, daß also alle Chromosomen mit derselben Genanordnung auf ein einziges Ahnenchromosom zurückgehen. Wieweit diese Annahme gerechtfertigt ist, wird von DOBZHANSKY (1944) am Beispiel von *D. pseudoobscura* diskutiert. Er zeigt, daß Chromosomenmutationen ein an und für sich seltenes Ereignis sind. Da zudem nach den Versuchen von HELFER (1941) mit Röntgenstrahlen an *D. pseudoobscura* kein Chromosom vor den andern dazu neigt, zu brechen, und auch auf den einzelnen Chromosomen keine bevorzugten Bruchstellen nachgewiesen werden konnten, ist die Wahrscheinlichkeit außerordentlich klein, daß dieselbe Inversion mehrmals entsteht. Auch MULLER (1940 a. zit. WHITE 1948) betont, daß die Wahrscheinlichkeit der Wiederholung einer Strukturmutation so klein ist, daß sie vernachlässigt werden kann. Bei *D. subobscura* scheinen mehrmals 2 Inversionen an derselben Chromosomenstelle zu beginnen. Ob bei dieser Art in den Chromosomen bevorzugte Bruchstellen vorhanden sind, wird zur Zeit in Wien untersucht (persönliche Mitteilung von Herrn Prof. Dr. F. MAINX). Wie eingehend Strukturmutanten analysiert werden müssen, bevor aus einem ähnlichen cytologischen Aspekt von verschiedenen Aberrationen auf bevorzugte

der untersuchten Populationen.

P für zufällige Unterschiede an.

>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	0,05—0,01	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
0,05—0,01	<0,001	0,01—0,001	>0,05	<0,001	0,05—0,01	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
0,01—0,001	<0,001	<0,001	0,05—0,01	<0,001	0,05—0,01	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
0,01—0,001	<0,001	<0,001	>0,05	<0,001	0,05—0,01	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	0,05—0,01	>0,05	>0,05	0,05—0,01	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
Küsnacht	Eglisau	Eglisau	Eglisau	Oberdorf	Bex	Château-neuf	Garonne	Tellay	Biaz	
3. Fang	1. Fang	2. Fang	3. Fang							

Bruchstellen geschlossen werden darf, zeigt die Arbeit von TAYLER, IVES and EVANS (1952).

Der Zusammenhang zwischen dem ökologischen Verhalten einer Art und der Tendenz, chromosomale Rassen zu bilden, zeigt erneut, wie wichtig die Kenntnisse der Ökologie der Arten zur Lösung populationsgenetischer Fragen sind. Für *D. subobscura* machte BURLA (1950) bei der Aufnahme eines Artinventars von *Drosophila* für die Schweiz interessante ökologische Beobachtungen. Er unterscheidet 5 Biotope und bestimmte die relative Häufigkeit von *D. subobscura* in jedem Biotop (Abb. 10). Dabei erwies sich, daß *D. subobscura* eine ausgesprochen euryöke Art ist. Sie ist zwar eine Wildbiotopart, wird aber oft auch in Kulturbiotopen gefunden.

In diesem Zusammenhang betrachtet ist die weite Verbreitung der Inversionen, das Fehlen von rassischen Unterschieden in der Spezifität der Inversionen nicht überraschend, um so mehr, als die Migrationsrate von *D. subobscura* sehr hoch vermutet wird.

c) Das Vorkommen chromosomaler Rassen.

DOBZHANSKY (1944) unterschied 3 Variationsmöglichkeiten innerhalb der Populationen einer Art: 1. Makrovariationen, 2. ökologische Mikrovariationen und 3. zufällige Variationen. Die Letztgenannten können nur in sehr kleinen und mittleren Populationen entstehen, weshalb ich sie hier vernachlässige.

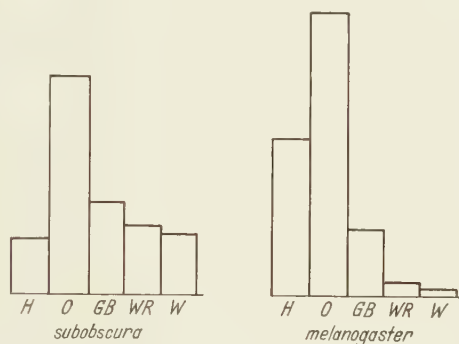


Abb. 10. Verteilung von *D. subobscura* und *D. melanogaster* über die Biotope. Die Säulen stellen die durchschnittliche Anzahl von Individuen dar, die an sämtlichen Plätzen des betreffenden Biotops gefangen wurden. W Wald, WR Waldrand, GB freistehende Gehölze, O Wiesen mit Obstbäumen, H Hausnähe.

Makrovariationen sind um so mehr voneinander verschieden, je weiter sie geographisch voneinander entfernt sind. Bei *D. pseudoobscura* zeigen die Populationen von Westen nach Osten eine zunehmende Veränderung in der Häufigkeit von Genanordnungen. Die Populationen von *D. robusta* unterscheiden sich in ihrer chromosomalen Struktur um so mehr voneinander, je weiter sie in der Richtung von Norden nach Süden entfernt sind (CARSON und STALKER 1947). Nach DOBZHANSKY können die Makrovariationen ökologisch, durch die zunehmende Veränderung des Biotops bedingt sein, oder sie können phylogenetisch entstanden sein während der langsam fortschreitenden Ausbreitung seiner Art. Letztere mag teilweise für *D. robusta* gelten, für *D. subobscura* kommt sie wegen der hohen Migrationsrate wohl kaum in Frage.

Um Makrovariationen bei *D. subobscura* sichtbar zu machen, wurden in den Abb. 8 und 9 die Populationen nach ihrer geographischen Lage angeordnet. **Fetan** ist der östlichste Fangplatz, **Lissabon** der westlichste. Eine statistisch gesicherte zunehmende Häufigkeit von Osten nach Westen finden wir für die 4 Inversionen: *Aldo*, *Ursula*, *Edda* und *Eleonore*. Wir sind versucht, die Häufigkeitszunahme und -wiederabnahme der Inversionen *Orson* und *Ottilie* dahin zu interpretieren, daß die eine Genanordnung von Osten nach Westen zunimmt und dabei immer mehr die reziproke Genanordnung verdrängt. An der **Garonne** wäre die Standardanordnung ungefähr gleich häufig, wie die Genanordnung mit den Inversionen *Orson* und *Ottilie*. (Die Inversionen *Orson* und *Ottilie* treten immer zusammen auf, vgl. S. 392.) In einem solchen Falle würden 50% der Tiere heterozygot. Doch liegen keine Daten vor, um diese Interpretation zu stützen.

Mikrovariationen sind durch Anpassung an verschiedene Mikroklimata in der gleichen geographischen Region entstanden. Es sind Anpassungsformen an Wälder, Sümpfe usw. Jahreszeitliche Variationen und Mikrovariationen sind beides Ökotypen, sie sind somit beide verschiedene Erscheinungsformen desselben Phänomens, der Anpassung. So fand DOBZHANSKY bei *D. pseudoobscura* (1943) eine schöne Korrelation zwischen der Häufigkeit einiger Genanordnungen und der Höhe des Fangplatzes. Auch für *D. robusta* zeigten STALKER und CARSON (1948), daß einige Genanordnungen einen größeren selektiven Wert bekommen, je höher gelegen der Biotop ist.

DOBZHANSKY zeigte jedoch in Populationskastenversuchen, daß dieselbe Genanordnung aus verschiedenen geographischen Regionen einen verschiedenen Gehalt haben kann. Dadurch kann ihr selektiver Wert ein anderer werden. Deshalb braucht sich eine Anpassungsform nicht über das ganze Verbreitungsgebiet einer Art im gleichen Biotop zu wiederholen. So verhält sich die Genanordnung *Arrowhead* von *D. pseudoobscura* in Mt. San Jacinto, Kalifornien anders als in den Sierras. In Mt. San Jacinto zeigt sie keine Veränderung der Häufigkeit mit der Höhe über Meer, während sie in den Sierras deutlich häufiger wird, je höher der Fangplatz liegt.

Um bei *D. subobscura* solche Mikrovariationen zu finden, müssen wir die Populationen nach ökologischen Gesichtspunkten vergleichen. Wir prüften als erstes, ob, wie bei *D. pseudoobscura* und *D. robusta* ein Höhengradient vorliegt. Dazu verglichen wir die 3 Populationen **Fetan**, 1750 m ü. M., **Braunwald**, 1300 m ü. M., und **Vitznau**, 450 m ü. M. In den Abb. 8 und 9 sind dies die 3 Stationen, die am meisten rechts stehen. Es ist jedoch für keine Inversion eine korrelative

Abhängigkeit der Häufigkeit von der Höhe des Fangplatzes nachzuweisen. Während bei *D. robusta* nur für einen Teil der Genanordnungen eine solche Abhängigkeit nicht zu finden ist, fehlt sie bei *D. subobscura* in den untersuchten Populationen ganz. Nach den Resultaten von DOBZHANSKY an *D. pseudoobscura* ist aber eine Verallgemeinerung dieses Befundes auf alle Populationen der Art nicht möglich.

Eine Abhängigkeit von anderen ökologischen Faktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit, Länge der Vegetationsperiode, Reichtum der Vegetation usw. ist nicht zu sehen. Immerhin liegen wohl in den Populationen von **Tellay** und **Lissabon** Mikrovariationen vor.

Zufällige Variationen, die in kleinen Populationen entstehen können, sind in den untersuchten *D. subobscura*-Populationen nicht zu erwarten. Die Art ist über das ganze Untersuchungsgebiet mehr oder weniger kontinuierlich verbreitet (HADORN und Mitarbeiter 1952). Zudem bilden sich innerhalb einer Population wohl keine chromosomal bedingten Kleinpopulationen. DOBZHANSKY (1944) hat für *D. pseudoobscura* gezeigt, daß die Träger verschiedener Genanordnungen in einer Population eine einheitliche Fortpflanzungsgemeinschaft bilden. Es ist anzunehmen, daß das Gleiche auch für *D. subobscura* gilt.

Zusammenfassend können wir sagen, daß bei *D. subobscura* Makrovariationen und Mikrovariationen (Tellay, Lissabon) vorhanden sind. Dabei kennen wir den induzierenden ökologischen Faktor nicht. Einschränkend ist noch beizufügen, daß wir nicht annehmen können, daß der genische Gehalt und damit der selektive Wert der Inversionen in den verschiedenen Populationen der gleiche ist.

d) Der chromosomale strukturelle Polymorphismus der Populationen.

Die Untersuchungen des chromosomalen strukturellen Polymorphismus der *D. willistoni*-Populationen (BRITO DA CUNHA und Mitarbeiter 1950) führten zu folgenden Ergebnissen:

Der Grad des Polymorphismus ist proportional zur Zahl der ökologischen Nischen, die die Art in einer gegebenen geographischen Region besetzt hält. Diese Zahl der ökologischen Nischen, die einer Art zur Verfügung stehen, ist abhängig von der Mannigfaltigkeit des Biotops, von der Konkurrenz durch andere Arten und von der Vielseitigkeit der Art, d. h. von der Zahl der ökologischen Nischen, an die sich die Art bereits anzupassen vermochte. Dies ist weitgehend eine Funktion der Zeit. Am Rande des Verbreitungsgebietes wird die Anpassung noch wenig weit fortgeschritten sein, vorausgesetzt, daß das Verbreitungsgebiet nicht durch eine geographische Barriere begrenzt ist.

Es fällt außerordentlich schwer, die Zahl der von *D. subobscura*-Populationen besetzten ökologischen Nischen zu schätzen, da wir die Lebensweise dieser Art noch keineswegs kennen. Die Mannigfaltigkeit des Biotops der verschiedenen Fangplätze ist in Abschnitt 3 beschrieben. Sie ist durchaus verschieden in Regionen, in denen die Populationen die gleiche Inversionsfrequenz zeigen. Welche Arten mit *D. subobscura* konkurrenzieren, wissen wir noch nicht. Vorerst würde man annehmen, daß die am nächsten verwandten Arten die ähnlichste Lebensweise haben. Es wurde deshalb die relative Häufigkeit von *D. subobscura* innerhalb der *obscura*-Gruppe und innerhalb der ganzen Gattung bestimmt (Tabelle 6).

D. subobscura ist in Westeuropa nicht mehr in fortschreitender Ausbreitung begriffen. Der westliche Rand des Verbreitungsgebietes ist geographisch bedingt. Der Anpassungsgrad kann deshalb in allen untersuchten Populationen gleich hoch angenommen werden.

Wenn wir dies berücksichtigen, würden wir annehmen, daß der Polymorphismus der *D. subobscura*-Population von Biaz infolge der außerordentlichen Ein-

Tabelle 6. Häufigkeit (in Prozenten) von *D. subobscura* innerhalb der *obscura*-Gruppe und innerhalb der Gattung.

n Zahl der untersuchten Tiere.

Fangplatz	<i>n</i>	% der <i>obscura</i> -Gruppe	% der Gattung	Artenzahl
Fetan	—	—	—	—
Braunwald. . .	830	31	6	14
1. Fang				
Braunwald. . .	246	75	57	12
2. Fang				
Vitznau	374	46	34	9
Thun	140	85	81	9
Küsnacht . . .	—	—	—	—
1. Fang				
Küsnacht . . .	236	73	56	12
2. Fang				
Küsnacht . . .	288	100	1	8
3. Fang				
Eglisau	—	—	—	—
1. Fang				
Eglisau	268	56	40	12
2. Fang				
Eglisau	256	100	12	7
3. Fang				
Oberdorf . . .	227	91	91	4
Bex.	1270	—	20	12
Châteauneuf . .	1067	73	66	15
Garonne. . . .	1909	96	75	12
Tellay.	2141	66	56	13
Biaz	1578	98	95	8
Lissabon. . . .	283	80	74	7

tönigkeit des Biotops klein ist, trotzdem die Art kaum einer Konkurrenz ausgesetzt ist. Im Gegensatz dazu erwarten wir in Thun einen großen Polymorphismus, da der Biotop sehr reichhaltig ist, und da zudem *D. subobscura* auch hier die dominierende Art ist. Dies ist jedoch nicht der Fall. Die durchschnittliche Inversionenzahl in Biaz ist schwach gesichert höher als in Thun. Aus diesem und anderen Beispielen müssen wir schließen, daß *D. subobscura* sich in dieser Hinsicht anders verhält als *D. willistoni*. Welche Faktoren bei *D. subobscura* den Polymorphismus der Populationen bestimmen, wissen wir nicht. Man könnte vermuten, daß der Polymorphismus im marinen, ausgeglichenen Klima größer ist als im kontinentalen.

Zusammenfassung.

1. Von 13 Populationen aus der Schweiz, aus Frankreich und aus Portugal wurde die Chromosomenstruktur untersucht.

2. Die 23 verschiedenen Inversionen, die in den Populationen auftraten, werden beschrieben.

3. Die Inversionen sind weitverbreitet. Mit Sicherheit als endemisch zu bezeichnende Inversionen wurden keine gefunden.

4. Die Inversionsfrequenzen unterliegen keinen jahreszeitlichen Schwankungen.

5. Die Populationen unterscheiden sich zum Teil in der Häufigkeit einzelner Inversionen.

6. In den französischen Populationen ist der chromosomale Polymorphismus größer als in den schweizerischen Populationen.

7. Die Ergebnisse werden diskutiert.

Literatur.

- BRITO DA CUNHA, A., H. BURLA and TH. DOBZHANSKY: Adaptive chromosomal Polymorphism in *Drosophila willistoni*. *Evolution* **4**, 212 (1950). — BRITO DA CUNHA, A.: Modification of the adaptive values of chromosomal types in *Drosophila pseudoobscura* by nutritional variables. *Evolution* **5**, 395 (1951). — BURLA, H.: Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. *Rev. suisse Zool.* **58**, 23 (1950). — CARSON, H. L., and H. D. STALKER: Gene arrangements in natural populations of *Drosophila robusta* Sturtevant. *Evolution* **1**, 113 (1947). — Seasonal variation in gene arrangement frequencies over a three-year period in *Drosophila robusta* Sturtevant. *Evolution* **3**, 322 (1949). — DOBZHANSKY, TH.: Microgeographic variation in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **25**, 311 (1939). — Genetics of natural populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **28**, 162 (1943). — Chromosomal Races in *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Carnegie Instn. Publ.* **554**, 47 (1944). — Adaptive changes induced by natural selection in wild populations of *Drosophila*. *Evolution* **1**, 1 (1947). — Genetics of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Genetics* **33**, 158 (1948). — Genetics of natural populations. XIX. Origin of heterosis through natural selection in populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **35**, 288 (1950). — DOBZHANSKY, TH., and A. DREYFUS: Chromosomal aberrations in brazilian *Drosophila ananassae*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **29**, 301 (1943). — DOBZHANSKY, TH., and M. L. QUEAL: Genetics of natural populations. I. Chromosome variation in populations of *Drosophila pseudoobscura* inhabiting isolated mountain ranges. *Genetics* **23**, 239 (1938). — DUBININ, N. P., and G. G. TINIAKOV: Inversion gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris*. *Genetics* **31**, 537 (1946). — EMMENS, C. W.: The morphology of the nucleus in the salivary glands of four species of *Drosophila*. *Z. Zellforsch.* **26**, 1 (1937). — FRIZZI, G.: I cromosomi delle ghiandole salivari di *Drosophila subobscura*. *Sci. Genet. (Torino)* **3**, 205 (1950). — GENSLE, C.: Der Begriff der Vegetationszeit. *Diss. Univ. Zürich* 1946. — HADORN, E., H. BURLA, H. GLOOR u. F. ERNST: Beitrag zur Kenntnis der *Drosophila*-Fauna von Südwesteuropa. *Z. Vererbungslehre* **84**, 133 (1952). — HELFER, R. G.: A comparison of X-ray induced and naturally occurring chromosomal variations in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **24**, 278 (1941). — KIKKAWA, H.: Studies on the genetics and cytology of *Drosophila ananassae*. *Genetica (s'Gravenhage)* **20**, 458 (1948). — KOLLER, P. C.: Genetics of natural populations. III. Gene arrangements in populations of *Drosophila pseudoobscura* from contiguous localities. *Genetics* **24**, 22 (1939). — MAINX, F., TH. KOSKE u. E. SMITAL: Untersuchungen über die chromosomale Struktur europäischer Vertreter der *Drosophila obscura*-Gruppe. *Z. Vererbungslehre* **85** (1953). — PHILIP, U., J. M. RENDEL, H. SPURWAY and J. B. S. HALDANE: Genetics and karyology of *Drosophila subobscura*. *Nature (Lond.)* **154**, 260 (1944). — STALKER, H. D., and H. L. CARSON: An altitudinal transect of *Drosophila robusta* Sturtevant. *Evolution* **2**, 295 (1948). — TAYLOR, H., P. T. IVES and A. T. EVANS: Changing the gene order and number in natural populations. *Evolution* **6**, 19 (1952). — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W.: Über geographische Temperaturreassen bei *Drosophila funebris* F. *Arch. Naturgesch.*, N. F. **4**, 245 (1935). — Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. *Biol. Zbl.* **60**, 130 (1940). — WHITE, M. J. D.: *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press 1948. — WRIGHT, S., and TH. DOBZHANSKY: Genetics of natural populations. XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **31**, 125 (1946). — ZOLLINGER, E.: Ein strukturell homozygoter Stamm von *Drosophila subobscura* aus einer Wildpopulation. *9. Jber. Schweiz. Ges. für Vererbungsforsch. Arch. Klaus-Stiftg* **15**, 33 (1950).

Dr. ELISABETH STUMM-ZOLLINGER, Zürich, Zool.-vergl. anatomisches Institut.

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Lebenslauf.

Am 11. Dezember 1925 wurde ich als Tochter des ERNST ZOLLINGER und der LYDIA, geb. TRUEB, in Zürich geboren. Die Primarschule besuchte ich in Münsingen, Zürich und Küsnacht/ZH. Im Herbst 1944 absolvierte ich die Matura (Typus A) an der höheren Töchterschule in Zürich. Im Herbst 1945 immatrikulierte ich mich an der philosophischen Fakultät II der Universität Zürich und wählte Zoologie als Hauptfach, Botanik, Chemie und Anthropologie als Nebenfächer. Mit Ausnahme des Sommersemesters 1947, das ich an der Universität Bern verbrachte, studierte ich sämtliche Semester an der Universität Zürich. Im Herbst 1948 konnte ich unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. E. HADORN mit meiner Dissertationsarbeit beginnen. Vorlesungen und Übungen besuchte ich bei den Herren Professoren HADORN, STEINER, WANNER, DÄNIKER, KARRER, SCHWARZENBACH, SCHLAGINHAUFEN, sowie bei Fräulein Prof. Dr. ZOLLIKOFER und bei den Herren Privatdozenten Dr. GLOOR und Dr. KUHN. Im Sommer 1952 habe ich Dr. phil. WERNER STUMM geheiratet und bin nun heimatberechtigt in Horgen und Basel.

In den letzten Jahren hatte ich einige Male Gelegenheit, am hochalpinen Töchterinstitut in Fetan stellvertretungsweise Zoologieunterricht zu erteilen.

